植 物 分 类 与 资 源 学 报 2011, 33 (5): 477~494
Plant Diversity and Resources DOI: 10.3724/SP.J.1143.2011.11017

豹子花属及百合属 13 种 25 居群的核型研究*

万 娟，周颂东**，高云东，何兴金
（四川大学生命科学学院，四川 成都 610064）

摘要：采用常规压片法对豹子花属 6 种 11 居群和百合属 7 种 14 居群进行了核型研究，并用不对称系数 AI 度量核型不对称性，以 CV_{CL}-CV_{CI}散点图比较近缘类群之间的亲缘关系。结果表明：1）除美丽豹子花 *Nomocharis basilissa* 为三倍体外，其余全为二倍体；2）核型在种间、居群间存在变异，特别是在随体染色体的数目和位置以及 B 染色体的有无上种间存在明显差别；3）CV_{CL}-CV_{CI}散点图显示豹子花属与百合属关系密切；4）染色体结构变异产生数量和类型不同的次缢痕，是豹子花属植物进化的主要方式。豹子花属在从其起源地和分化中心高黎贡山向四周扩散时，细胞核型方面伴随着出现了非整倍体、三倍体、B 染色体和次缢痕进化的类型。

关键词：核型进化；豹子花属；百合属；次缢痕；不对称系数 AI
中图分类号：Q 942 **文献标识码**：A **文章编号**：2095-0845(2011)05-477-18

Karyotypes of Twenty-five Populations of Thirteen Species in *Nomocharis* and *Lilium*

WAN Juan, ZHOU Song-Dong**, GAO Yun-Dong, HE Xing-Jin
(*College of Life Science, Sichuan University*, Chengdu 610064, China)

Abstract: Karyotypes of 11 populations of 6 species in *Nomocharis* and 14 populations of 7 species in *Lilium* were analyzed to discuss the taxonomic treatment of *Nomocharis* and elucidate the phylogenetic relationship between *Nomocharis* and *Lilium*. Cytological observations were carried out exclusively from root tips. For mitotic arrest, meristematic tissues were pre-treated with 1 : 1 mixture of 0.1% colchicine and p-dichlorobenzene at ambient temperature (10℃-20℃) for 8-10 h before fixation in Carnoy I (one part glacial acetic acid to three parts absolute ethanol) at 4℃ for 2-24 h. They were macerated in 1 mol · L^{-1} HCl at 60℃ for 5-6 minutes, stained and squashed in Carbol Fuchisn. Karyotype asymmetry was assessed by four indices (As. K%, AI, CV_{CL} and CV_{CI}) in which the later three were newly proposed and had be considered to have phylogenetic significance. Furthermore, we tried to clarify the relationship between *Nomocharis* and *Lilium* with the scatter diagram of CV_{CL} against CV_{CI}. The results and conclusions were as follows: 1) Karyotypes showed differences among species and populations, especially in the number and location of secondary constrictions as well as the presence or absence of B chromosomes; 2) *Nomocharis* and *Lilium* are closely related; 3) Chromosome structural variation produced abundant types (five in total) of secondary constrictions, which was considered to be the main driving force of evolution in the genus *Nomocharis*; 4) Aneuploid, triploid, B chromosomes and secondary constriction type Ⅲ emerged accompanied by the dispersal of *Nomocharis* to adjacent areas from its origin and differentiation center, namely, Gaoligongshan. In this paper, the triploid

---

* 基金项目：国家自然科学基金资助项目（31100161, 31070166）；教育部博士点基金资助项目（20090181110064）；中国科学院大科学装置开放研究项目（2009-LSF-GBOWS-01）；科技部科技基础性工作专项重点项目（2007FY110100）
** 通讯作者：Author for correspondence; E-mail: songdongzhou@yahoo.com.cn
收稿日期：2011-01-25，2011-04-06 接受发表
作者简介：万娟（1986-）女，在读硕士研究生，主要从事植物系统学研究。E-mail: 530179070@qq.com

of *N. basilissa* and karyotypes of *L. xanthellum* were documented for the first time.

Key words: Karyotype evolution; *Nomocharis*; *Lilium*; Secondary constriction; The AI index

豹子花属（*Nomocharis* Franch.）是百合科（Liliaceae）百合族（Lilieae）中与百合属亲缘关系非常密切的一个属（梁松筠，1984）。该属共7种，我国有6种，其中豹子花（*N. pardanthina*）和多斑豹子花（*N. meleagrina*）为我国特有种（汪发缵和唐进，1980）。豹子花属分布于青藏高原东南缘，集中分布在我国云南西北部及其邻近地区，仅阿萨姆豹子花（*N. synaptica*）单独出现在印度东北部。自1889年Franchet以*N. pardanthina*为模式种建立豹子花属以来（Sealy，1950），该属作为一个独立的属是否成立，以及属的范围等一直存在争议。长期以来，各学者的看法不尽相同，结果造成该属和百合属内一些种类的归属频繁变动（梁松筠，1984）。豹子花属中的开瓣豹子花（*N. aperta*）和云南豹子花（*N. saluenensis*）与百合属中的尖被百合（*Lilium lophophorum*）、紫花百合（*L. souliei*）、墨江百合（*L. henrici*）、小百合（*L. nanum*）曾被来回置于两个属中。吴征镒等（1994）和梁松筠（1984）认为豹子花属很可能是在青藏高原隆起的过程中从百合属新近分化出来的一个年轻的分类群。无论从形态特征（虞泓等，1996b；Sealy，1950，1983）、地理分布（梁松筠，1995）还是分子系统学（Nishikawa等，1999；Hayashi和Kawano，2000；崔光芬等，2008；周颂东，2008）的研究来看，豹子花属都与百合属有着千丝万缕的联系，因此研究二者的细胞分类学和地理学并探讨二者的亲缘关系不仅对阐明豹子花属与百合属的系统发育与进化具有十分重要的意义，而且对研究青藏高原的隆起对植物的影响和青藏高原的生物多样成因等均具有一定的价值。

前人对该属的花粉形态学（梁松筠和张无休，1985；虞泓和黄瑞复，1994a）、种子形态解剖学（任祝三和李恒，1990）、细胞分类学（谢晓阳等，1992；王丽等，1993；虞泓和黄瑞复，1994b；虞泓等，1996a，c）、组织培养（鲁元学等，1998；吴丽芳等，2009）、分子系统学（Nishikawa等，1999；Hayashi和Kawano，2000；崔光芬等，2008；周颂东，2008）、细胞地理学（吴征镒等，1994）和形态特征的多态性（虞泓等，1996b；Sealy，1950，1983）等方面都进行过研究，积累了一定的资料。尽管如此，目前对该属的细胞学仍然缺乏系统的、全面的研究。《Flora of China》（Liang和Minoru，2000）中对豹子花属进行了大量的修订，大部分种类现在已经被归并或置于百合属中。鉴于该属的界定、属下分类等级等系统学问题，有必要对豹子花属的细胞分类学及细胞地理学进行系统的研究。本文以国产6种11居群豹子花属植物以及与豹子花属近缘的百合属植物尖被百合、墨江百合、紫花百合、滇百合（*L. bakerianum*）、乡城百合（*L. xanthellum*）、甪茎百合（*L. lankongense*）、文山百合（*L. wenshanense*）等7种14居群为研究对象，综合前人对该类群研究已有的资料，对豹子花属及其近缘的百合属植物进行核型比较及细胞地理学研究，旨在探讨豹子花属的系统地位、豹子花属与百合属的亲缘关系以及豹子花属的进化等问题，为该属的系统分类提供细胞分类学和细胞地理学资料。

1 材料与方法

1.1 材料

实验材料均采自野外，并将各居群引种栽培于实验室花盆中，产地、海拔及凭证标本（存放于四川大学植物标本馆SZ）见表1。

1.2 方法

野外采集活植株及凭证标本，鳞茎带回室内培养，待鳞茎长出根尖后，取根尖供试，或将种子萌发至根尖长约1 cm时，取根尖，用0.1%的秋水仙碱水溶液与饱和对二氯苯水溶液1∶1混合液预处理8～10 h，以卡诺氏固定液（冰乙酸∶无水乙醇=1∶3）固定过夜，然后转入70%乙醇中，置4℃冰箱内保存备用。制片时，用1 mol·L^{-1}盐酸（60℃恒温）水解5～6 min，改良苯酚品红染色，常规压片、镜检，将中期分裂相良好的玻片制成永久装片（中性树胶封片）。核型分析按Levan等（1964）的方法，染色体计数以50个细胞统计大于85%的数目为本种的染色体数目，核型分析方法按照李懋学和陈瑞阳（1985）的标准进行，核型参数以至少5个分散良好的中期细胞染色体测量计算获得。核型分类按照Stebbins（1971）的标准，核型不对称系数（As. K%）计算公式为：长臂总长/全组染色体总长×100，并首次

表 1　材料来源

Table 1　The source of materials

分类群 Taxon	采集地 Locality	海拔 Altitude/m	凭证标本 Voucher
滇西豹子花 *Nomocharis farreri*	云南泸水片马风雪垭口 Pianma, Lushui, Yunnan	3 200	高云东（Y. D. Gao）G20090707-1（SZ）
豹子花 *N. pardanthina*	云南福贡亚坪垭口 Yaping, Fugong, Yunnan	3 550	万娟等（J. Wan *et al.*）G2010070909（SZ）
美丽豹子花 *N. basilissa*	云南福贡亚坪垭口以下 Yaping, Fugong, Yunnan	3 450	万娟等（J. Wan *et al.*）G2010070904（SZ）
多斑豹子花 *N. meleagrina*	云南大理中和寺 Zhonghesi, Dali, Yunnan	3 230	周颂东等（S. D. Zhou *et al.*）Z0653（SZ）
开瓣豹子花 *N. aperta*	云南香格里拉至格咱 20 公里处 Shangri-La to Geza, Yunnan	3 100	高云东（Y. D. Gao）G2010070206（SZ）
	云南香格里拉小中甸 Xiaozhongdian, Shangri-La, Yunnan	3 100	高云东（Y. D. Gao）G2010070308（SZ）
	云南香格里拉吉沙 Jisha, Shangri-La, Yunnan	3 020	高云东（Y. D. Gao）G2010070301（SZ）
	云南大理中和寺 Zhonghesi, Dali, Yunnan	3 000	周颂东等（S. D. Zhou *et al.*）Z0655（SZ）
	云南香格里拉天生桥 Tianshengqiao, Shangri-La, Yunnan	3 460	周颂东等（S. D. Zhou *et al.*）Z0663（SZ）
	云南香格里拉碧塔海 Bitahai, Shangri-La, Yunnan	2 700	周颂东等（S. D. Zhou *et al.*）Z0674（SZ）
云南豹子花 *N. saluenensis*	云南贡山黑普山 Heipushan, Gongshan, Yunnan	3 400	高云东（Y. D. Gao）G20090711-1（SZ）
尖被百合 *Lilium lophophorum*	云南香格里拉县格咱乡红山垭口附近 Geza, Shangri-La, Yunnan	3 800	高云东（Y. D. Gao）G2010090201（SZ）
	西藏昌都县达马拉山 Mt. Damala, Changdu, Xizang	3 100	高云东（Y. D. Gao）G2010080301（SZ）
	西藏昌都地区类乌齐县 Leiwuqi, Xizang	3 200	高云东（Y. D. Gao）G2010080403（SZ）
	云南香格里拉大雪山垭口 Daxueshan, Shangri-La, Yunnan	3 700	高云东（Y. D. Gao）G2010071803（SZ）
紫花百合 *L. souliei*	云南香格里拉格咱红山 Geza, Shangri-La, Yunnan	3 100	高云东（Y. D. Gao）G2010090302（SZ）
墨江百合 *L. henrici* var. *henrici*	云南贡山黑普山 Heipusha, Gongshan, Yunnan	3 200	高云东（Y. D. Gao）G2010071105（SZ）
滇百合 *L. bakerianum*	云南香格里拉哈巴雪山 Haba Snow Mountain, Shangri-La, Yunnan	2 800	高云东（Y. D. Gao）G2010082701（SZ）
	四川木里水洛乡 Shuiluo Country, Muli, Sichuan	3 300	马祥光（X. G. Ma）MXG201002（SZ）
文山百合 *L. wenshanense*	四川江油观雾山 Guanwushan, Jiangyou, Sichuan	1 800	万娟和王志新（J. Wan and Z. X. Wang）10051401（SZ）
匍茎百合 *L. lankongense*	云南贡山黑娃底 Heiwadi, Gongshan, Yunnan	2 000	高云东（Y. D. Gao）G2010071201（SZ）
乡城百合 *L. xanthellum*	四川乡城热打乡 Reda Country, Xiangcheng, Sichuan	2 700	高云东（Y. D. Gao）G2010070105（SZ）
	四川乡城青麦乡仁堆村 Rendui Country, Xiangcheng, Sichuan	3 100	马祥光（X. G. Ma）MXG201005（SZ）
	云南香格里拉东旺乡 Dongwang, Shangri-La, Yuinnan	3 200	高云东（Y. D. Gao）G2010071904（SZ）
	云南香格里拉尼西乡亚贡雪山 Nixi, Shangri-La, Yuinnan	3 300	高云东（Y. D. Gao）G2010083101（SZ）

使用 Paszko (2006) 的新的不对称系数 AI ($AI = CV_{CL} \times CV_{CI}/100$), 其中 $CV_{CL} = A_2 \times 100 = S_{CL}/X_{CL} \times 100$ (式中的 CV_{CL} 代表染色体长度变异系数 coefficient of variation of chromosome length, A_2 代表染色体间不对称系数 the inter-chromosomal asymmetry index, S_{CL} 代表染色体长度的标准差 the standard deviation of chromosome length, X_{CL} 代表染色体长度的平均值 the mean chromosome length), $CV_{CI} = S_{CI}/X_{CI} \times 100$ (式中的 CV_{CI} 代表着丝粒指数变异系数 coefficient of variation of centromeric index, S_{CI} 代表着丝粒指数的标准差 the standard deviation of centromeric index, X_{CI} 代表着丝粒指数的平均值 the mean centromeric index)。此外, 本文还以 CV_{CI} 对 CV_{CL} 作散点图, 比较不同类群的亲缘关系。凭证玻片存四川大学植物系统与分子进化实验室。

2 结果

豹子花属6种11居群与百合属7种14居群植物的核型比较见表2, 核型图见图版Ⅰ-Ⅳ, CV_{CL}-CV_{CI} 散点图见图1。

结果表明, 除豹子花为非整倍体、美丽豹子花为三倍体外, 其余类群均为二倍体, 染色体数目 $2n = 2x = 24$, 染色体基数 $x = 12$。在豹子花、文山百合、乡城百合的尼西居群中发现有B染色体。核型类型有3A和3B两种类型。不对称系数 As. K% 在 76.00% ~81.75% 之间变化, 以乡城百合尼西居群的细胞型B为最低, 开瓣豹子花的碧塔海居群为最高。不对称系数AI在7.12~19.01之间变化, 以乡城百合尼西居群的细胞型A为最低, 豹子花为最高。核型不对称性强。CV_{CL}-CV_{CI} 散点图很明显的分成三块, 尖被百合和乡城百合的全部居群集中成一块, 除豹子花以外的其它所有类群组成第二块, 豹子花偏居一隅。

在本研究中, 首次发现在豹子花中存在非整倍性变异的细胞型, 美丽豹子花的三倍体核型为首次报道, 4个居群的乡城百合核型为首次报道。

3 讨论

3.1 不对称系数 As. K%、AI 与 CV_{CL}-CV_{CI} 散点图

3.1.1 不对称系数 As. K% 与 AI　As. K% = 长臂总长/全组染色体总长×100, AI = 染色体长度变异系数 CV_{CL} × 着丝粒指数变异系数 CV_{CI}/100。Paszko (2006) 认为AI能反映核型上的微小变异, 因此能更准确地反映核型的不对称性程度。本研究中的豹子花属植物, As. K% 在 78.40% ~81.75% 之间变化, AI 在 12.76~19.01 之间变化; 百合属植物 As. K% 在 76.00% ~80.92% 之间变化, AI 在 7.12~14.29 之间变化。尽管常规核型分析是一种较为粗放的分析方法, 但从豹子花属植物与百合属植物 As. K% 和 AI 的变化范围来看, 豹子花的 As. K% 和 AI 值似乎要比百合高, 也即豹子花属的

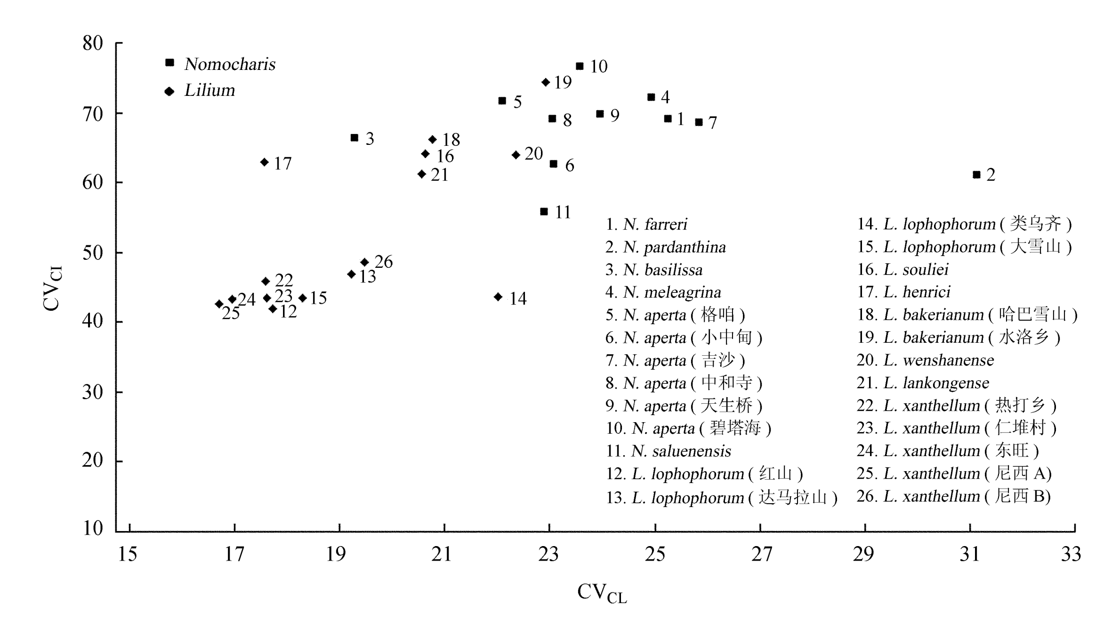


图1　CV_{CL}-CV_{CI} 散点图

Fig. 1　The scatter diagram of CV_{CL} against CV_{CI}

表 2　豹子花属及其近缘百合属植物的核型比较

Table 2　Karyotypic comparison of *Nomocharis* and *Lilium*

分类群 Taxon	居群号 Population	核型公式 Karyotype formula	不对称系数 As. K%	染色体长度变异系数 CV_{CL}	着丝粒指数变异系数 CV_{CI}	不对称系数 AI	核型类型 Type	图版 Plate
滇西豹子花 *N. farreri*	G20090707-1	$2n=2x=24=4m$ (2SAT)+6st (2SAT)+14t (1SAT)	79.71	25.27	68.99	17.44	3B	Ⅰ: 1, 2
豹子花 *N. pardanthina*	G2010070909	$2n=2x-1=23=3m+2sm$ (2SAT)+10st+8t+1B	78.40	31.14	61.03	19.01	3B	Ⅰ: 3, 4
美丽豹子花 *N. basilissa*	G2010070904	$2n=3x=36=3m$ (3SAT)+3sm+12st (2SAT)+18t	81.48	19.30	66.36	12.80	3A	Ⅰ: 5, 6
多斑豹子花 *N. meleagrina*	Z0653	$2n=2x=24=2m$ (2SAT)+2sm+8st (1SAT)+12t	81.41	24.95	72.08	17.98	3B	Ⅰ: 7, 8
开瓣豹子花 *N. aperta*	G2010070206	$2n=2x=24=2m+2sm+8st+12t$	81.20	22.10	71.61	15.82	3B	Ⅰ: 9, 10
	G2010070308	$2n=2x=24=2m$ (2SAT)+2sm+10st (2SAT)+10t	80.17	23.08	62.61	14.45	3B	Ⅰ: 11, 12
	G2010070301	$2n=2x=24=2m$ (2SAT)+2sm+8st (4SAT)+12t	80.18	25.86	68.58	17.73	3B	Ⅰ: 13, 14
	Z0655	$2n=2x=24=4m$ (2SAT)+10st (1SAT)+10t	80.59	23.05	69.15	15.94	3A	Ⅰ: 15; Ⅱ: 1
	Z0663	$2n=2x=24=2m$ (2SAT)+2sm+8st (2SAT)+12t	81.49	23.96	69.73	16.71	3B	Ⅱ: 2, 3
	Z0674	$2n=2x=24=2m$ (2SAT)+2sm+6st (4SAT)+14t	81.75	23.59	76.58	18.06	3B	Ⅱ: 4, 5
云南豹子花 *N. saluenensis*	G20090711-1	$2n=2x=24=2m$ (1SAT)+2sm+12st (4SAT)+8t	79.46	22.89	55.76	12.76	3B	Ⅱ: 6, 7
尖被百合 *L. lophophorum*	G2010090201	$2n=2x=24=2m$ (1SAT)+2sm+20st	78.94	17.73	41.93	7.44	3A	Ⅱ: 8, 9
	G2010080301	$2n=2x=24=4m$ (2SAT)+20st (2SAT)	78.43	19.22	46.88	9.01	3B	Ⅱ: 10, 11
	G2010080403	$2n=2x=24=4m$ (4SAT)+18st (2SAT)+2t (1SAT)	77.24	22.02	43.60	9.60	3B	Ⅱ: 12, 13
	G2010071803	$2n=2x=24=2m$ (1SAT)+4sm (1SAT)+16st (3SAT)+2t (1SAT)	78.14	18.30	43.39	7.94	3A	Ⅱ: 14, 15
紫花百合 *L. souliei*	G2010090302	$2n=2x=24=4m+10st+10t$	80.74	20.64	64.05	13.22	3B	Ⅲ: 1, 2
墨江百合 *L. henrici* var. *henrici*	G2010071105	$2n=2x=24=2m$ (2SAT)+2sm+8st (2SAT)+12t	80.92	17.57	62.89	11.05	3A	Ⅲ: 3, 4
滇百合 *L. bakerianum* var. *bakerianum*	G2010082701	$2n=2x=24=2m$ (2SAT)+2sm+10st (2SAT)+10t (1SAT)	79.80	20.77	66.13	13.74	3B	Ⅲ: 5, 6
	MXG201002	$2n=2x=24=4m$ (4SAT)+8st+12t	80.41	22.92	74.30	17.03	3B	Ⅲ: 7, 8
文山百合 *L. wenshanense*	10051401	$2n=2x=24=4m+8st$ (4SAT)+12t (2SAT)+1B	80.01	22.35	63.93	14.29	3B	Ⅲ: 9, 10
匍茎百合 *L. lankongense*	G2010071201	$2n=2x=24=4m+10st$ (2SAT)+10t	80.35	20.55	61.20	12.57	3A	Ⅲ: 11, 12
乡城百合 *L. xanthellum*	G2010070105	$2n=2x=24=2m$ (1SAT)+2sm+18st (7SAT)+2t	78.78	17.59	45.88	8.07	3A	Ⅲ: 13, 14
	MXG201005	$2n=2x=24=2m+2sm+18st+2t$	78.91	17.62	43.49	7.66	3A	Ⅲ: 15; Ⅳ: 1
	G2010071904	$2n=2x=24=2m+2sm+20st$ (3SAT)	78.31	16.95	43.35	7.45	3A	Ⅳ: 2, 3
	G2010083101	细胞型 A: $2n=2x=24=2m+2sm$ (1SAT)+18st (3SAT)+2t+1B	78.54	16.70	42.64	7.12	3A	Ⅳ: 4, 5
		细胞型 B: $2n=2x-1=23=4m$ (1SAT)+4sm+15st (3SAT)+1B	76.00	19.47	48.67	9.48	3B	Ⅳ: 6, 7

不对称性比百合属强，豹子花属可能比百合属进化；而从形态特征来看，豹子花属相对于百合属有一些特化的特征（如豹子花的花丝下部膨大成圆筒状），这些都为吴征镒等（1994）和梁松筠（1984）提出的豹子花属可能是从百合属进化而来的推论找到了支撑。

3.1.2 CV_{CL}-CV_{CI}散点图 CV_{CL}-CV_{CI}散点图能较好地反映近缘类群之间的亲缘关系（Paszko, 2006）。在图1中，乡城百合与尖被百合集中在一处，说明二者亲缘关系较近。这也可从两者在As.K%、AI、核型类别与染色体组成类型等参数的相似性上得到有力支持。从表2可以看出，尖被百合与乡城百合的As.K%与AI均偏低，两者的As.K%均在78%左右变化，AI在8左右变化；核型类别以3A型居多；二者在染色体组成类型上也呈现相同的特点，即有较多的st染色体，16~20条不等，t染色体很少，仅2条或无。同时可见尖被百合与乡城百合不对称性较弱，根据Stebbins（1971）“对称——原始，不对称——进化”的观点，尖被百合和乡城百合可能是百合属内较为原始的类群。

另外值得注意的是豹子花在CV_{CL}-CV_{CI}散点图中的位置，该种与其它类群分离开来，独居一角。这主要是由其较高的CV_{CL}值造成的，也就是说该种的染色体长度变化较大，而究其原因是该种除含一对m和一对sm染色体外尚有一条较长的m染色体（图版Ⅰ：3，4）。前人（谢晓阳等，1992；王丽等，1993；虞泓等，1996a）报道的豹子花的核型公式为$2n=2x=24=2m+2sm+(6\sim12)st+(14\sim8)t$，未发现B染色体存在。从本文的核型图（图版Ⅰ：3，4）可见，最后一组染色体为一条很长的m染色体和一条B染色体排列在一起，这条所谓的“B”染色体很可能是一条常染色体。这一长一短染色体结构很有可能是豹子花在向外扩散过程中，染色体发生了罗伯逊易位，导致大型具中部着丝粒染色体的产生，同时也形成了一条小型的新的染色体，或者可以称为B染色体。这些小型染色体在后来的进化历程中的丢失造成了染色体基数的下降。该种只有23条染色体加1条B染色体，即为非整倍体。该类群所具有的一条长的m染色体加一条B染色体可看成是该物种正处于分化过程中，其核型正好显示了染色体正在发生剧烈的结构变异。

3.2 次缢痕与B染色体

3.2.1 豹子花属的次缢痕及其进化趋势 豹子花属和百合属植物染色体中存在大量次缢痕，其数目、在染色体上的位置变化很大，常成为区分某些近缘种的重要特征（李懋学和张敦芳，1991）。

谢晓阳等（1992）曾将百合属、贝母属、豹子花属和大百合属常见次缢痕分为四个大类型，周颂东（2008）将百合族次缢痕分为了五个大类型。本文在此基础上对豹子花属和百合属内出现的次缢痕类型进行了增补，并将其分为五个大类型，每一大类型内分若干小类型［图2，参考谢晓阳等（1992），周颂东（2008）］。

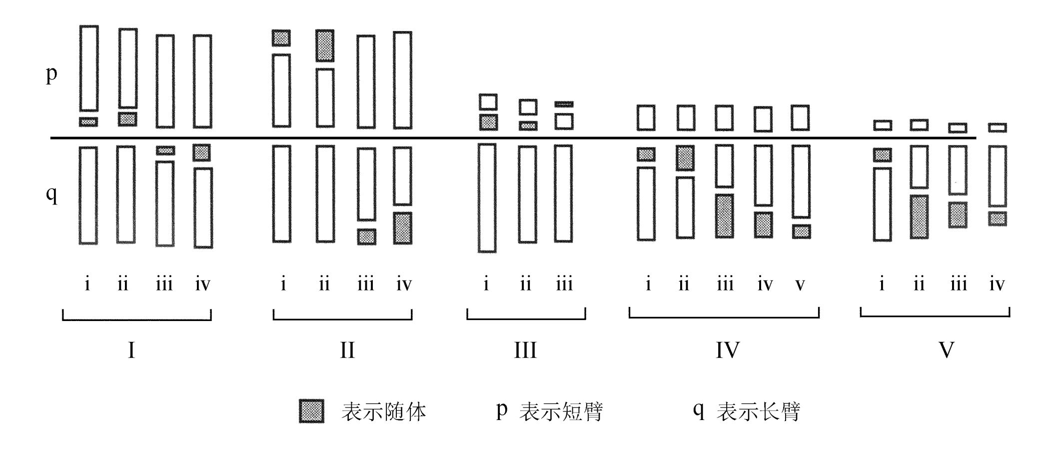


图2 豹子花属与百合属植物核型中次缢痕的类型

Fig. 2 The patterns of secondary constrictions in *Nomocharis* and *Lilium*

将本文中所研究类群和前人所做相关类群的染色体上出现的次缢痕类型归纳为附表 1。

豹子花属内次缢痕主要为类型Ⅰ–ⅰ和类型Ⅳ–ⅱ、Ⅳ–ⅲ，即次缢痕位于 m 或 sm 染色体短臂靠近着丝粒处和次缢痕位于 st 染色体长臂上，前者主要出现在第 1 对染色体上，后者主要出现在第 6 对、第 8 对和第 9 对染色体上，偶尔出现在第 4 对、第 5 对和第 7 对染色体上（附表 1）。核型中无次缢痕的种类是较原始的，具次缢痕和次缢痕多的种类是进化的；端部随体较居间随体原始；也即次缢痕类型Ⅰ、Ⅲ较Ⅱ、Ⅳ、Ⅴ进化（周颂东，2008）。

为了方便叙述和寻找规律，对豹子花属已归并的种均以其现有种名为准。从附表 1 中可见，豹子花分布于大理（王丽等，1993；虞泓等，1996b）的居群不仅存在Ⅰ型的次缢痕，还存在Ⅲ型次缢痕；而分布于贡山（谢晓阳等，1992）和福贡（本研究）的居群有Ⅰ型次缢痕，而无Ⅲ型次缢痕。吴征镒等（1994）曾指出贡山县境内的高黎贡山为豹子花属的起源地及分化中心，由此可知，豹子花在向外扩散的过程中，由其分化中心贡山经漾濞到达大理，次缢痕经历了从无到有，再到类型Ⅲ的进化过程。

在开瓣豹子花和云南豹子花中也存在与豹子花相同的情形。开瓣豹子花所具进化的次缢痕类型，大理居群（本研究）有次缢痕类型Ⅰ和类型Ⅲ，而贡山居群（谢晓阳等，1992）则仅具 I 型次缢痕而无 III 型次缢痕；云南豹子花的云龙居群（王丽等，1993）有Ⅰ型、Ⅲ型和 IV 型次缢痕，而贡山居群（本研究）仅具 I 型和 IV 型次缢痕（附表 1）。由此可知，豹子花属植物在由西向东扩散的过程中，是通过染色体的结构变异，即次缢痕类型由无→有，由 I 型次缢痕→IV 型→III 型，其迁移路线为贡山→云龙→大理。

因此，豹子花属内次缢痕的变异可能是该属植物进化的重要途径之一。该属内大量的次缢痕反映了该属植物种间、种内的剧烈分化；是染色体发生易位、倒位和缺失等结构变异在染色体外部形态的表现（周颂东，2008）。豹子花属植物在扩大其生存空间过程中，通过染色体结构变异产生崭新的连锁基因，获得较高的适合度，从而增加其对环境的适应性，表现为大量次缢痕的存在。例如，豹子花的大理居群存在相当数量的Ⅲ型次缢痕，这是一种进化的表现，这些次缢痕很可能代表了结构变异产生的新的基因连锁群。根据 Stebbins（1971）的基因连锁群假说（linked gene cluster hypothesis），在向不对称性进化过程中变长了的染色体臂，包含具适应意义的连锁基因群。如果染色体组分中出现了有利突变，可以预料自然选择会保留那些把有利的突变基因转到连锁基因群上的易位和倒位，由此通过基因的调节作用提高对环境的适应性（洪德元，1990）。

3.2.2　B 染色体及其与环境适应　B 染色体是正常染色体组分之外的一种额外染色体，国外已有研究证明 B 染色体是 A 染色体有丝分裂的错误导致产生的片段（Jones 和 Houben，2003）。B 染色体的存在是结构变异的产物，同时是发生结构变异的证据（虞泓等，1996a）。在本研究中存在 B 染色体的种类有豹子花、文山百合、乡城百合的尼西居群。

高黎贡山地处怒江大峡谷，山势陡峻而险要，是地壳抬升后受河流分割而成的断块山地，多为变质岩组成；高山峡谷复杂的地形和悬殊的生态环境，为各种动植物提供了有利的生存条件。高黎贡山上的豹子花已有的核型报道染色体数目均为 $2n=2x=24$；当其向外扩大其生存地域时，即扩散到福贡地区时，豹子花的核型开始出现非整倍体，仅 23 条染色体，推测可能是 2 条 st 或 t 染色体发生罗伯逊易位，从而引起着丝粒并合所致，在此过程中由断裂的某些短臂形成了 B 染色体。造成这种剧烈的染色体结构变异的原因可能是福贡地区海拔高（表 1），土壤质地为黄红壤和典棕壤，环境条件比其原产地更为复杂和恶劣。而产于福贡地区的另一豹子花属植物美丽豹子花为三倍体（图版Ⅰ：5，6），似乎也说明由于该地生境特殊，导致生长在此地的植物常在染色体结构和倍性上发生剧烈变化。而豹子花中 B 染色体的存在很可能是染色体结构变异对生存环境适应的一种表型特征（洪德元，1990）。虞泓和黄瑞复（1994a，b）对分布于云南中甸地区的滇蜀豹子花 *N. forrestii*（开瓣豹子花）的核型研究也表明，B 染色体的存在及分布与染色体结构变异密切联系，高海拔地区居群出现 B 染色体的几率较大。

豹子花属植物在其起源中心向外扩散迁移的过程中，当新生境变得异常复杂多样时（如高海拔、或生境异常恶劣），物种往往发生染色体结构的变异，如罗伯逊易位、臂间和染色体间易位、倒位等，从而导致大型具中部着丝粒染色体产生的同时也形成了一些小型的新的染色体，称为B染色体。关于B染色体存在的意义，虽然对系统分类没有多大价值，但它的存在被证明对植物克服不利环境，或者对植物适应新环境有利（洪德元，1990）。

3.3 豹子花属的进化途径

3.3.1 染色体数目和倍性的变化　结合本研究和前人已有报道，将豹子花属的染色体数目与倍性变化统计为表3。由表中可以看出，豹子花属内非整倍体和多倍体虽不常见，但也有少数种类的个别居群中确实存在染色体数目和倍性的变化。

在贡山的开瓣豹子花（谢晓阳等，1992）全为二倍体，而在中甸地区（虞泓和黄瑞复，1994b；虞泓等，1996c）则不仅存在二倍体还存在非整倍体、单倍体和三倍体（表2，3），说明该种在由贡山从南向北迁移到中甸的过程中出现了染色体非整倍化和多倍化现象，表明该类群在扩大生存空间过程中不仅出现了染色体结构变异，还出现了染色体加倍化变异。因此，开瓣豹子花的核型可能同时存在非整倍化和多倍化两条进化路线。

分布在贡山（谢晓阳等，1992）和大理（王丽等，1993）的豹子花均为二倍体，而产于福贡（本研究）的豹子花为非整倍体，说明该种在由贡山向北迁移到福贡的过程中出现了染色体非整倍化现象，表明该种的起源地或祖先种分布地是高黎贡山，在扩大生存空间过程中出现了染色体结构变异。因此，非整倍化是豹子花的进化机制或动力之一。

谢晓阳等（1992）报道产于贡山的美丽豹子花存在叶轮生与叶散生两种类型，但均为二倍体，本文所研究的产于福贡地区的美丽豹子花为三倍体，说明美丽豹子花在由贡山迁移到福贡的过程中出现了染色体加倍化现象，表明该种的起源地或祖先种分布地在高黎贡山，在扩大生存空间过程中出现了染色体加倍变异。多倍化是该物种核型进化的一条路线。

一般而言，非整倍体、三倍体和五倍体会导致减数分裂的紊乱，使育性降低，但因为豹子花属可通过鳞茎进行无性繁殖，使得变异类型得以保存下来并在在自然界中存在，豹子花属的核型则因此呈现丰富的多态性，可以预料随着研究的深入将会发现更多的豹子花属内种间和居群间多样化的核型。综合本研究和前人关于豹子花属的核型资料，可以看出豹子花在其起源中心地区，其核型几乎比较恒定地为二倍和整倍体，而在向外扩散扩大其生存空间的过程中，环境条件变化带来的特殊生境（或高海拔或恶劣的生存环境或特殊的土壤、水热条件等），对刚扩散进入的豹子花属植物是不利的，为克服环境变化带来的不利，豹子花通过发生染色体结构变异或染色体加倍增强其对新生境的适应性。因此，多倍化和非整倍化是豹子花属植物进化的途径之一。

表3　豹子花属染色体数目和倍性的变化统计

Table 3　The variation of chromosome numbers and ploidy in *Nomocharis*

变异类型 Type		分类群 Taxon	产地 Locality	数据来源 Source
倍性变异	$2n=x=12$	滇蜀豹子花 *N. forrestii*（开瓣豹子花 *N. aperta*）	中甸	虞泓等，1996c
	$2n=3x=36$	滇蜀豹子花 *N. forrestii*（开瓣豹子花 *N. aperta*）	中甸	虞泓等，1996c
		美丽豹子花 *N. basilissa*	福贡	本研究
非倍性变异	$2n=2x-1=23$	滇蜀豹子花 *N. forrestii*（开瓣豹子花 *N. aperta*）	中甸	虞泓等，1996c；虞泓和黄瑞复，1994b
		豹子花 *N. pardanthina*	福贡	本研究
	$2n=2x+1=25$	滇蜀豹子花 *N. forrestii*（开瓣豹子花 *N. aperta*）	中甸	虞泓等，1996c
二倍体	$2n=2x=24$	豹子花 *N. pardanthina*	大理	王丽等，1993
		宽瓣豹子花 *N. mairei*（豹子花 *N. pardanthina*）	大理	虞泓等，1996c
		开瓣豹子花 *N. aperta*	大理	本研究

3.3.2　染色体结构的变异　豹子花属植物属于大染色体，且染色体基数高，在有丝分裂中易导致染色体交错纠缠，使染色体发生结构变异的机率的增加。Stebbins（1971）曾指出百合属内的倒位属于等臂式倒位，相互易位的节段等长或很小，因而对核型无明显改变。这种情形在豹子花属中也存在。豹子花属植物一般生长在高海拔的地方，复杂变化的环境条件引起频繁的染色体结构变异，包括各种形式的倒位和易位，特别是产生类型或数量不同的次缢痕。染色体结构变异是豹子花属的主要进化机制之一。

在 CV_{CL}–CV_{CI}散点图中，开瓣豹子花各个居群分散较开，不像乡城百合与尖被百合的居群点分布集中，说明开瓣豹子花的染色体长度变异系数 CV_{CL}和着丝粒指数变异系数 CV_{CL}在不同居群之间变化较大，从而证实开瓣豹子花染色体系统变异较大，核型尚未趋于稳定。虞泓和黄瑞复（1994b）对中甸地区滇蜀豹子花（开瓣豹子花）的研究结果也证明了这一点。从外部形态上来看，开瓣豹子花形态特征具有丰富的多态性（Sealy，l983），其重要原因很可能是开瓣豹子花的染色体系统还不稳定，经常发生结构变异，从而成为其形态变异的遗传基础。前人曾将豹子花属属下分为 2 个组（Sealy，1983；梁松筠，1984），但本文从 CV_{CL}–CV_{CI}散点图上并不能根据类群之间亲缘关系的亲疏很明确地将豹子花属分为 2 个组，这很可能是由于取样不足造成的。

滇西豹子花曾被当作豹子花的一个变种（汪发缵和唐进，1980），两者形态上的区别在于叶形的不同，但在 CV_{CL}–CV_{CI}散点图上两者相差较远，造成这一现象的原因很可能是本文研究的豹子花为非整倍体，高的 CV_{CL}值使其与滇西豹子花相距很远。此外，在 CV_{CL}–CV_{CI}散点图上纵观整个豹子花属可以发现其在染色体长度上的变异程度大于着丝粒位置的变化，可见在豹子花属内核型变异不是一个随机的现象，变异和选择的式样也同样不是随机的，即核型进化具定向选择性（洪德元，1990）。

3.3.3　豹子花属的核型进化趋势　虽然豹子花属植物可同时通过染色体数目的整倍或非整倍变异与染色体结构变异两条途径进化，但从二者发生的频率来看，染色体的结构变异可能是其主要的进化方式，核型中大量次缢痕的存在是其表现。而多倍化或非整倍化可能只是豹子花属植物进化的一个方向或一条旁支。

吴征镒等（1994）曾指出豹子花属的起源地在青藏高原东南缘的横断山区，而时间则是第三纪之后即中新世或更晚，高黎贡山是豹子花的起源地、世界频度中心和多样化中心。按照现在的分类系统（Liang 和 Minoru，2000），国产豹子花属植物 6 种在高黎贡山上均有分布，即在外部形态上，这里分布的豹子花属植物既有原始的种类也有进化的种类。在核型组成上，这里的豹子花属植物几乎全为二倍体且其较为一致的核型公式为：$2n=2x=24=2m+2sm+8st+12t$，核型类型为 3B 和 3A，次缢痕类型以 Ⅰ 和 Ⅳ 居多。而以高黎贡山为中心，分布在四周的豹子花属植物核型呈现多态性，不仅出现了非整倍体（如本研究中的豹子花）、多倍体（如美丽豹子花），还出现了次缢痕类型Ⅲ型（如豹子花、开瓣豹子花和云南豹子花）。由此推断，豹子花属植物从横断山区的高黎贡山向四周扩散时，细胞核型方面伴随着出现了三倍体、B 染色体和次缢痕类型上的Ⅲ和 Ⅴ 类型，同时还出现了非整倍体类型，从而形成了豹子花属现在的分布格局。

3.3.4　豹子花属的细胞地理学问题　吴征镒等（1994）曾对百合族的细胞地理学及各属间系统关系进行了讨论。豹子花属共 7 种，除印度阿萨姆山地（3 350 ~ 3 660 m）具一特有种外，我国产 6 种，这 6 种豹子花在高黎贡山均有分布。豹子花属种类由高黎贡山向四周逐渐减少，南止于高黎贡山南端腾冲（云南豹子花），北止于西藏的察隅（开瓣豹子花），向西通过缅甸进入印度阿萨姆（阿萨姆豹子花 1 种），向东经云南的大理、会泽到达四川的雷波（豹子花和多斑豹子花）。时至今日，随着国内外学者对豹子花属的研究，特别是细胞学资料的不断完善与丰富，我们再来探讨豹子花属的起源和分化中心以及迁移扩散规律情况。

从附表 2 中可以看出，贡山上的豹子花属植物染色体的次缢痕类型主要为 Ⅰ–i 和Ⅳ–iv，偶尔出现Ⅱ型和Ⅴ型。分布在大理等地的豹子花开始出现Ⅲ型次缢痕，可看作一种进化的表现。从所具的次缢痕类型来看，贡山的豹子花比其它地

方的原始。从倍性上来看，贡山上的豹子花属植物几乎全为二倍体，没有非整倍体和多倍体的发现，而在高黎贡山以北的福贡等地发现有非整倍体和三倍体的豹子花存在。高黎贡山上分布有6种豹子花，其中滇西豹子花、美丽豹子花主要产于高黎贡山，分布区窄，并以开瓣豹子花和豹子花的分布最为广泛（吴征镒等，1994）。以高黎贡山为中心，豹子花属种类向四周逐渐减少，而贡山上的豹子花核型较原始，综合各方面证据，我们同意吴征镒的观点，即高黎高山为豹子花属的起源地及多样化中心。

豹子花属植物以高黎贡山为中心向四周迁移扩散时，由于不同地区地理环境和遗传背景的差异，不同地区具有不同的进化模式。比如，豹子花向北往福贡迁移时容易形成非整倍体（豹子花）和多倍体（美丽豹子花），而向东往云龙、大理等地扩散时主要形成类型Ⅲ的次缢痕。

3.4　豹子花属与百合属的关系问题

关于豹子花属与百合属的关系问题一直没有定论，这与两者过于密切的亲缘关系有关。

从细胞分类学看，两者在染色体数目、基数、相对大小、组成类型等各个方面均表现高度的相似性（表2），豹子花属染色体上次缢痕类型也均被囊括在百合属内（附表1）。在 CV_{CL} - CV_{CI} 散点图中，除尖被百合和乡城百合以外，其它的百合种类均插在豹子花属植物分布点区内，说明两者在染色体长度与着丝粒指数的变化上也存在相似性。CV_{CL} - CV_{CI} 散点图显示紫花百合、墨江百合与豹子花属的亲缘关系较之尖被百合、乡城百合与豹子花的关系更近。匍茎百合、滇百合、文山百合等与豹子花的关系也十分密切（图1）。豹子花属和百合属植物核型的同一性和高度的相似性表明两者在发生上的同源性和在系统上的相关性。

从国际国内分子系统学看，豹子花属总是镶嵌在百合属内。Nishikawa 等（1999）用 ITS 序列构建的 ML 树推断百合属系统发育时显示云南豹子花在百合属的内部分支。Hayashi 和 Kawano（2000）根据 *mat*K 构建的系统树显示，云南豹子花和豹子花也在百合属的内部分支。周颂东（2008）对开瓣豹子花和多斑豹子花的 ITS 和叶绿体基因 *trn*L-F 进行了分子系统学分析，结果也表明豹子花属的两个种镶嵌在百合属分枝中。从分子系统学的角度来看，似乎支持将豹子花属归并入百合属内，但遗憾的是，到目前为止尚没有一个将豹子花属全部种的样品采集齐全的分子系统学研究报道。如果把豹子花属植物类群采集齐全而近缘类群百合属也收集绝大多数种类，再进行多基因分子标记的系统发育研究，如结果仍然是豹子花属镶嵌在百合属的内部分枝中，则表明豹子花属应该并入百合属中，反之则证明豹子花属可以独立成属。

综上所述，虽然可以考虑将两属合并，将豹子花属作为百合属下的一个组，但我们认为需要更多的证据来澄清豹子花属的系统学问题。豹子花属这个类群的特殊意义可能对整个百合属甚至百合族的系统发育、地理扩散等都具有十分重大的意义。要彻底解决豹子花属与百合属的关系问题有待日后收集更多样品并增加更多基因进行分子系统学等方面的研究，同时还应综合各个分支学科的证据进行全面考虑。

致谢　感谢王志新、马祥光、谭进波帮助采集标本和实验材料，感谢曹川和李琴琴对英文摘要的修改！

〔参　考　文　献〕

李懋学，张敩芳，1991. 植物染色体研究技术［M］. 哈尔滨：东北林业大学出版社

汪发缵，唐进，1980. 中国植物志，第14卷［M］. 北京：科学出版社，159—165

周颂东，2008. 中国狭义百合科（Liliaceae *s. str.*）百合族（Lilieae）的系统分类与进化研究［D］. 成都：四川大学（博士学位论文）

洪德元，1990. 植物细胞分类学［M］. 北京：科学出版社

Bayley B，1918. The genus *Nomocharis*［J］. *Botanical Journal of Scotland*，**27**（3）：273—300

Cui GF（崔光芬），Wu LF（吴丽芳），Wu XW（吴学尉）*et al.*，2008. Relationships among species in *Nomocharis* and *Lilium* based on ITS sequences［J］. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*（西北植物学报），**28**（10）：1941—1946

Gao YD（高云东），Zhou SD（周颂东），He XJ（何兴金），2009. Karyotypes of four genera in Liliaceae（*s. str.*）from Hengduan Mountains of Southwestern China［J］. *Acta Botanica Yunnanica*（云南植物研究），**31**（5）：399—405

Hayashi K，Kawano S，2000. Molecular systematics of *Lilium* and allied genera（Liliaceae）：Phylogenetic relationship among *Lilium*

and related genera based on the *rbc*L and *mat*K gene sequence data ［J］. *Plant Species Biology*, **15** (1): 73—932

Ren ZS (任祝三), Li H (李恒), 1990. A morphological study on some seeds of Lilieae ［J］. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 增刊Ⅲ: 25—31

Jones N, Houben A, 2003. B chromosomes in plants: escapees from the A chromosome genome? ［J］. *Trends in Plant Science*, **8** (9): 417—423

Levan A, Fredga K, Sandberg AA, 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes ［J］. *Hereditas*, **52**: 201—220

Liang SY, Minoru NT, 2000. *Nomocharis et al.* 5 genus ［A］. In: Wu ZY, Raven PH eds. *Flora of China* ［M］. Bejing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, **Vol. 24**: 118—152

Li MX (李懋学), Chen RY (陈瑞阳), 1985. A suggestion on the standardization of karyotype analysis in plants ［J］. *Journal of Wuhan Botanical Research* (武汉植物学研究), **3** (4): 297—302

Liang SY (梁松筠), 1984. Studies on the genus *Nomocharis* (Liliaceae) ［J］. *Bulletin of Botanical Research* (植物研究), **4** (3): 163—178

Liang SY (梁松筠), Zhang WX (张无休), 1985. Pollen morphology of the genus *Nomocharis* and its delimitation with *Lilium* ［J］. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), **22** (6): 405—417

Liang SY (梁松筠), 1995. Chorology of Liliaceae (*s. str.*) and its bearing on the Chinese flora ［J］. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), **33** (1): 27—51

Lu YX (鲁元学), Lian SC (连守忱), Wu QA (武全安) *et al.*, 1998. Tissue culture of the genus *Nomocharis* ［J］. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **20** (2): 251—252

Nishikawa T, Okazaki K, Uchino T *et al.*, 1999. A molecular phylogeny of *Lilium* in the Internal Transcribed Spacer Region of Nuclear Ribosomal DNA ［J］. *Molecular Evolution*, **49**: 238—249

Paszko B, 2006. A critical review and a new proposal of karyotype asymmetry indices ［J］. *Plant Systematics and Evolution*, **258**: 39—48

Sealy JR, 1950. *Nomocharis* and *Lilium* ［J］. *Kew Bulletin*, **5** (2): 273—297

Sealy JR, 1983. A revision of the genus *Nomocharis* Franchet ［J］. *Botanial Journal of The Linnean Society*, **87**: 285—323

Stebbins GL, 1971. *Chromosomal Evolution in Higher Plants* ［M］. London: Edward Arnold Press, 12—150

Wang L (王丽), Gu ZJ (顾志建), Gong X (龚洵) *et al.*, 1993. A cytological study of fifteen species in six genera of Liliaceae from Yunnan ［J］. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), **31** (6): 549—559

Wu LF (吴丽芳), Zhang YP (张艺萍), Cui GF (崔光芬) *et al.*, 2009. Rapid propagation and bulb introduction *in vitro* culture of *Nomocharis basilissa* Farrer. ex W. E. Evans ［J］. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), **45** (1): 43—44

Wu ZY (吴征镒), Li H (李恒), Yang CR (杨崇仁), 1994. Cytogeography and phylogeny of Lilieae ［J］. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 增刊Ⅵ: 101—112

Xie XY (谢晓阳), Gu ZJ (顾志建), Wu QA (武全安), 1992. Cytological studies of the genus *Nomocharis* and its related genera ［J］. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), **30** (6): 487—497

Yu H (虞泓), Huang RF (黄瑞复), 1994a. Study on pollen morphology and development of two species in *Nomocharis* ［J］. *Journal of Yunnan University* (Natural Science) (云南大学学报 自然科学版), **16** (3): 281—284

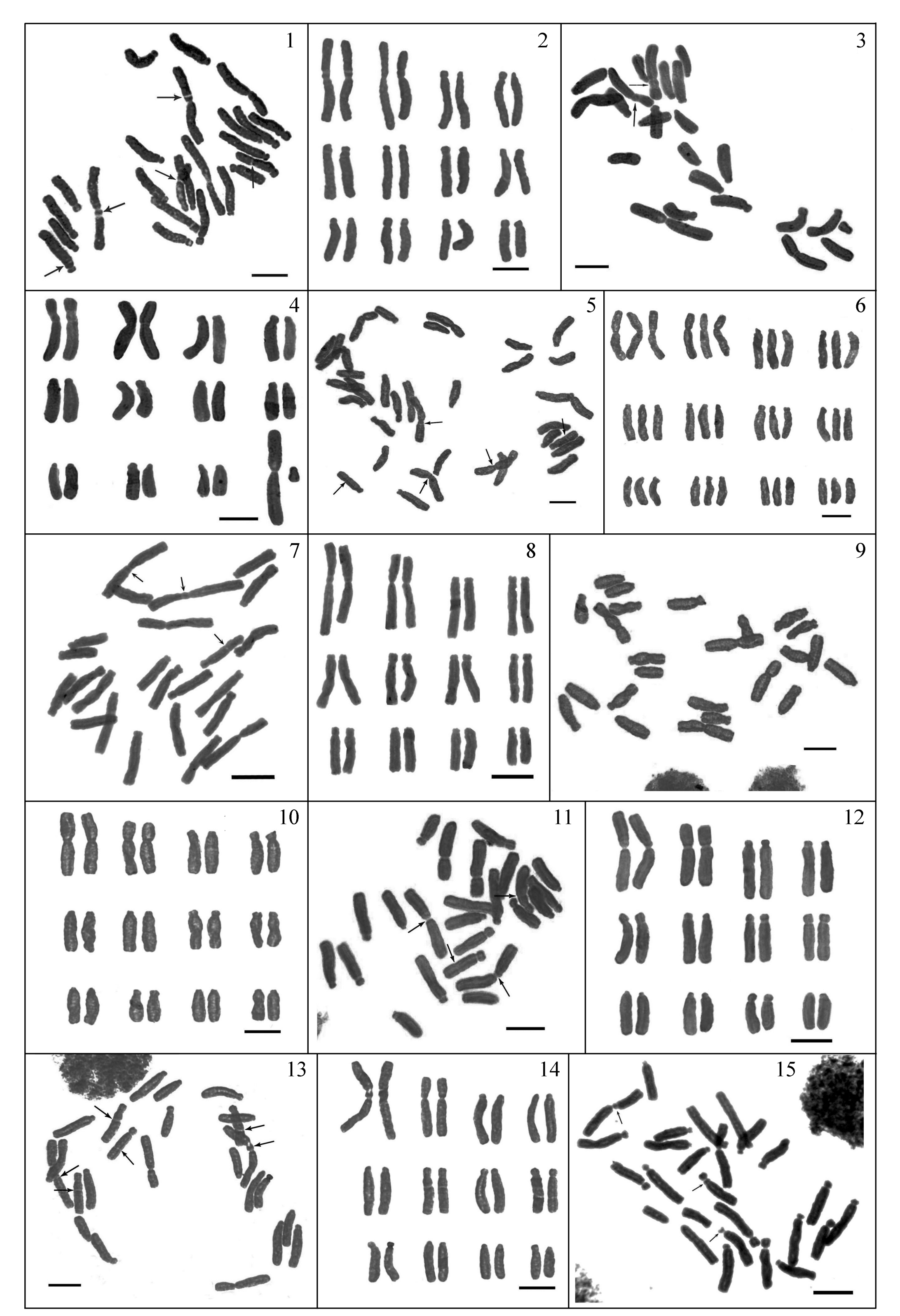
Yu H (虞泓), Huang RF (黄瑞复), 1994b. Studies on the karyotype and its aberration of *Nomocharis forrestii* (Liliaceae) ［J］. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), **32** (4): 301—307

Yu H (虞泓), Huang RF (黄瑞复), Yan YX (晏一祥), 1996a. Study on the karyotypical polymorphism of *Nomocharis mairei* ［J］. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 增刊Ⅷ: 35—47

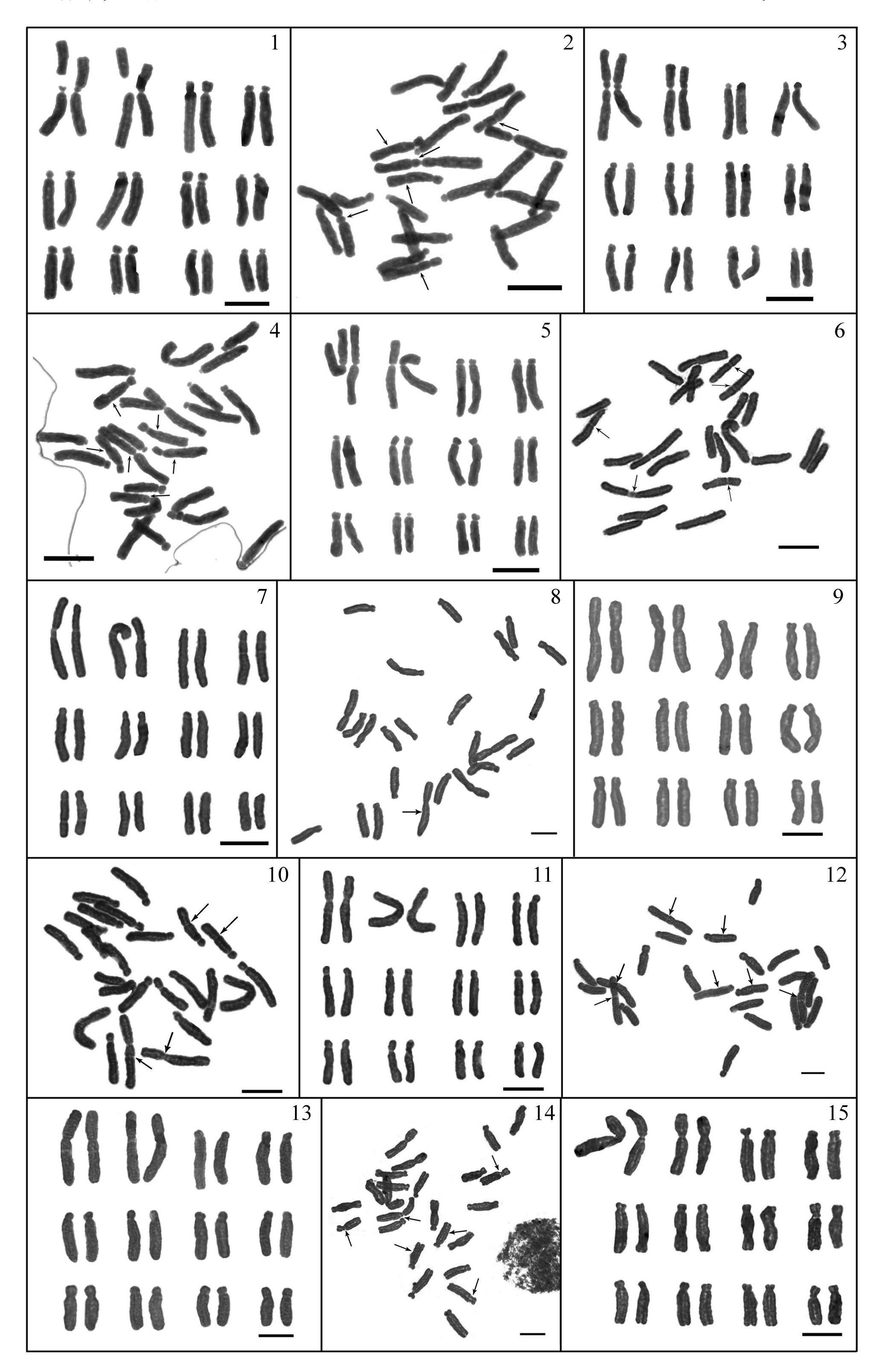
Yu H (虞泓), Huang RF (黄瑞复), Dang CL (党承林), 1996b. A study on the polymorphism of morphological character of *Nomocharis mairei* ［J］. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 增刊Ⅷ: 48—58

Yu H (虞泓), Huang RF (黄瑞复), Zheng SS (郑树松), 1996c. A study on number variation of chromosome in *Nomocharis forresttii* population ［J］. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 增刊Ⅷ: 23—34

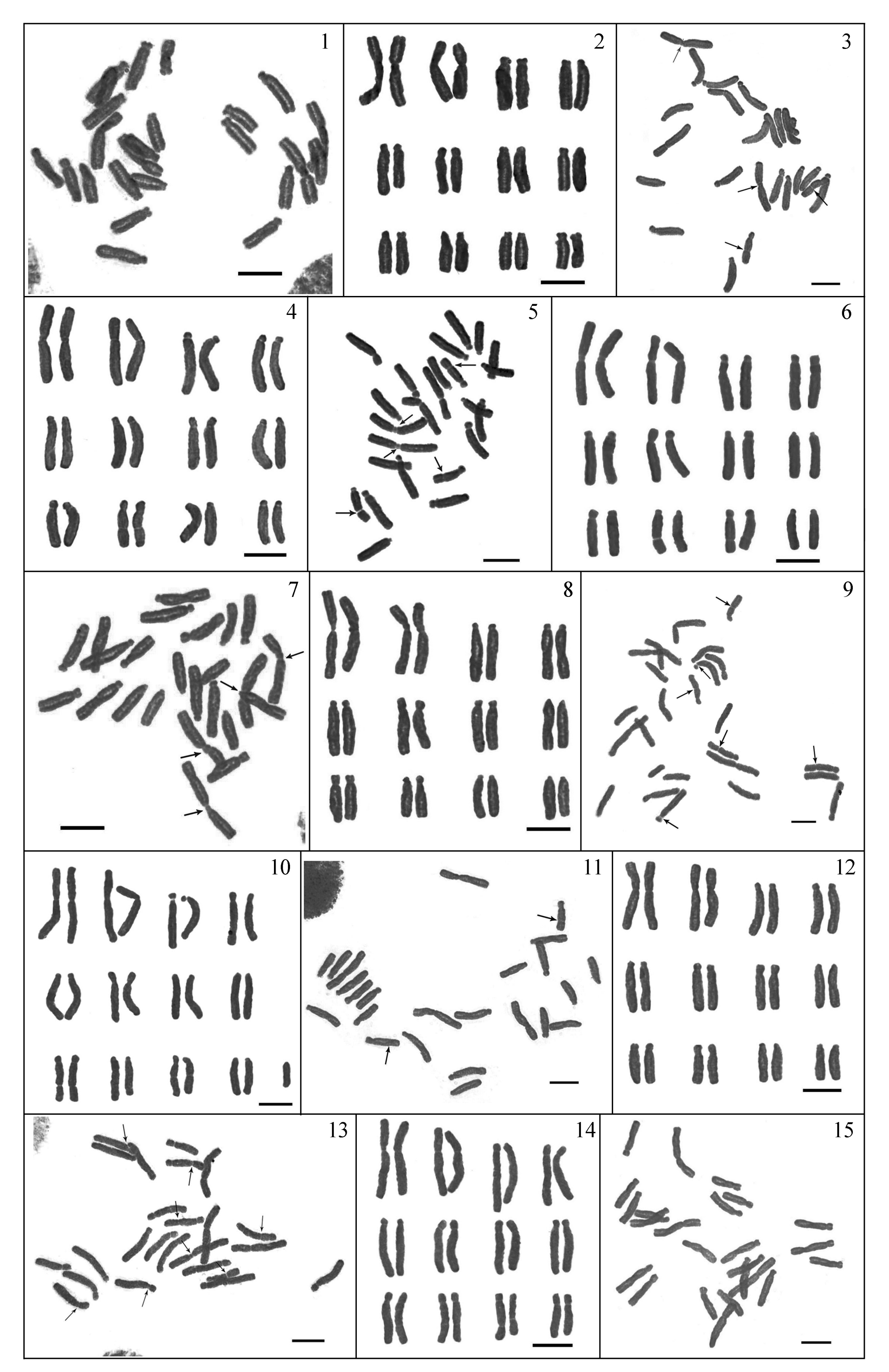
万娟等：图版 I WAN Juan *et al*.：Plate Ⅰ



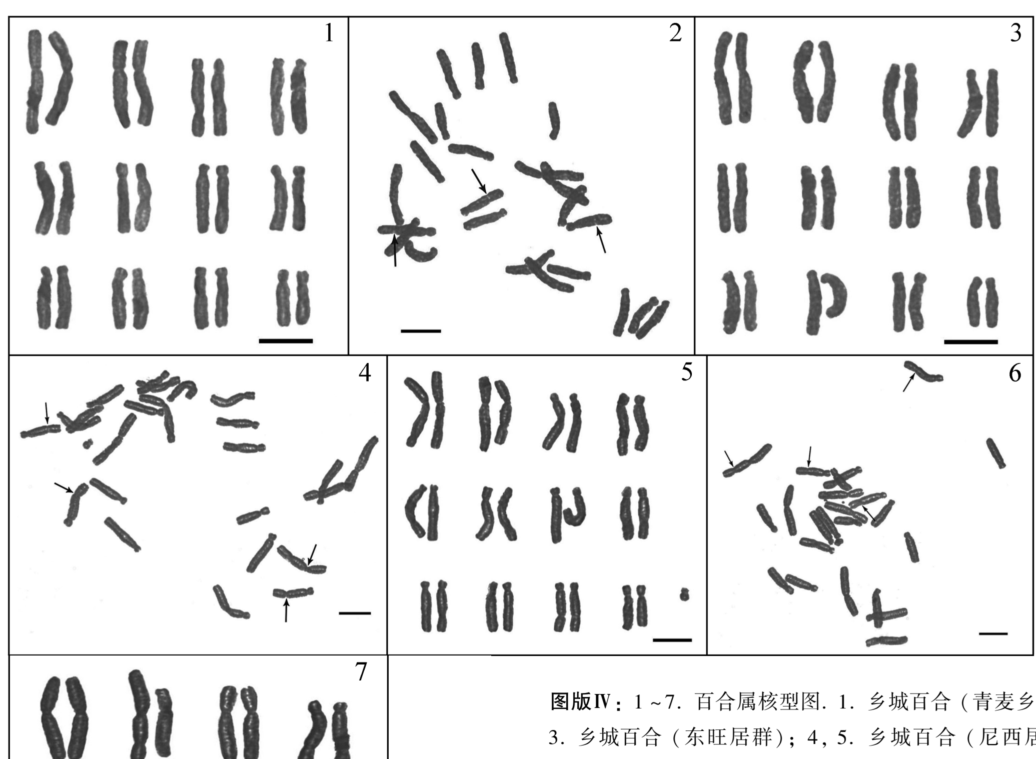
万娟等：图版Ⅱ　　WAN Juan *et al.*：Plate Ⅱ



万娟等：图版Ⅲ WAN Juan *et al.*：Plate Ⅲ



万娟等：图版Ⅳ WAN Juan *et al*.：Plate Ⅳ



图版Ⅳ：1～7. 百合属核型图. 1. 乡城百合（青麦乡居群）；2，3. 乡城百合（东旺居群）；4，5. 乡城百合（尼西居群细胞型 A）；6，7. 乡城百合（尼西居群细胞型 B）。（箭示随体染色体，标尺＝10 μm）

图 版 说 明

图版Ⅰ－Ⅳ：豹子花属及其近缘类群 13 种 25 居群的核型图

图版Ⅰ：1～15. 豹子花属核型图. 1，2. 滇西豹子花；3，4. 豹子花；5，6. 美丽豹子花；7，8. 多斑豹子花；9，10. 开瓣豹子花（格咱居群）；11，12. 开瓣豹子花（小中甸居群）；13，14. 开瓣豹子花（吉沙居群）；15. 开瓣豹子花（中和寺居群）。（箭示随体染色体，标尺＝10 μm）

图版Ⅱ：1～15. 豹子花属与百合属核型图. 1. 开瓣豹子花（中和寺居群）；2，3. 开瓣豹子花（天生桥居群）；4，5. 开瓣豹子花（碧塔海居群）；6，7. 云南豹子花；8，9. 尖被百合（红山垭口居群）；10，11. 尖被百合（达马拉山居群）；12，13. 尖被百合（类乌齐居群）；14，15. 尖被百合（大雪山垭口居群）。（箭示随体染色体，标尺＝10 μm）

图版Ⅲ：1～15. 百合属核型图. 1，2. 紫花百合；3，4. 墨江百合；5，6. 滇百合（哈巴雪山居群）；7，8. 滇百合（水洛乡居群）；9，10. 文山百合；11，12. 匍茎百合；13，14. 乡城百合（热打乡居群）；15. 乡城百合（青麦乡居群）。（箭示随体染色体，标尺＝10 μm）

Explanation of Plates

Plates Ⅰ－Ⅳ：Karyotypes of 25 Populations of 13 Species in *Nomocharis* and its allied taxa（*Lilium*，Liliaceae）

Plate Ⅰ：1－15. Karyograms of *Nomocharis*. 1，2. *N. farreri*；3，4. *N. pardanthina*；5，6. *N. basilissa*；7，8. *N. meleagrina*；9，10. *N. aperta*（Geza，Yunnan）；11，12. *N. aperta*（Xiaozhongdian，Yunnan）；13，14. *N. aperta*（Jisha，Yunnnan）；15. *N. aperta*（Zhonghesi，Yunnan）.（arrows indicate satellite chromosomes，Bar. ＝10 μm）

Plate Ⅱ：1－15. Karyograms of *Nomocharis* and *Lilium*. 1. *N. aperta*（Zhonghesi，Yunnan）；2，3. *N. aperta*（Tianshengqiao，Yunnan）；4，5. *N. aperta*（Bitahai，Yunnan）；6，7. *N. saluenensis*；8，9. *L. lophophorum*（Hongshan，Yunnan）；10，11. *L. lophophorum*（Mt. Damala，Xizang）；12，13. *L. lophophorum*（Leiwuqi，Xizang）；14，15. *L. lophophorum*（Daxueshan，Yunnan）.（arrows indicate satellite chromosomes，Bar. ＝10 μm）

Plate Ⅲ：1－15. Karyograms of *Lilium*. 1，2. *L. souliei*；3，4. *L. henrici* var. *henrici*；5，6. *L. bakerianum* var. *bakerianum*（Haba Snow Mountain，Yunnan）；7，8. *L. bakerianum* var. *bakerianum*（Shuiluo，Sichuan）；9，10. *L. wenshanense*；11，12. *L. lankongense*；13，14. *L. xanthellum*（Reda，Sichuan）；15. *L. xanthellum*（Qingmai，Sichuan）.（arrows indicate satellite chromosomes，Bar. ＝10 μm）

Plate Ⅳ：1－7. Karyograms of *Lilium*. 1. *L. xanthellum*（Qingmai，Sichuan）；2，3. *L. xanthellum*（Dongwang，Yunnan）；4，5. *L. xanthellum*（cell type A in Nixi，Yunnan）；6，7. *L. xanthellum*（cell type B in Nixi，Yunnan）.（arrows indicate satellite chromosomes，Bar. ＝10 μm）

附表 1　豹子花属和百合属植物具次缢痕的类型

Appedix 1　The patterns of secondary constrictions in *Nomocharis* and *Lilium*

次缢痕类型 Type			Ⅰ	Ⅱ	Ⅲ	Ⅳ	Ⅴ	数据来源 Sourse
滇西豹子花 *N. farreri*	泸水		i (1)	0	0	iv (8)	* i (5)	本研究
	泸水		i (1)	0	0	0	0	谢晓阳等, 1992
豹子花 *N. pardanthina*	福贡		i (1)	0	0	0	0	本研究
	大理		i (1)	0	iii (10)	* iii (8), * iii (10), * iv (9)	* iii (6)	王丽等, 1993
	贡山		* i (1), * i (2)	0	0	iv (9)	0	谢晓阳等, 1992
斑点豹子花 *N. pardanthina* f. *punctutala* (豹子花 *N. pardanthina*)	贡山		* i (1),i (2)	* iii (1)	0	iii(9)	0	谢晓阳等, 1992
宽瓣豹子花 *N. mairei* (豹子花 *N. pardanthina*)	大理	核型 A	i (1)	0	i (3), * ii (6)	* iv (6)	0	虞泓等, 1996a
		核型 B	0	0	i (3), * ii (6)	iv (6)	0	
		核型 C	0	0	i (3)	iv (6)	0	
		核型 D	0	0	0	iv (6)	* iv (4)	
		核型 E	i (1)	0	0	iv (6)	0	
		核型 F	i (1)	0	i (3), * i (5)	* iv (6)	0	
		核型 G	i (1)	0	0	0	0	
美丽豹子花 *N. basilissa*	福贡		i (1)	0	0	iv (8)	0	本研究
	贡山		i (1)	0	0	* iv (9)	0	谢晓阳等, 1992
多斑豹子花 *N. meleagrina*	大理		i (1)	0	0	* iv (8)	0	本研究
	贡山		iii (1), * i (2)	0	0	0	ii (12)	谢晓阳等, 1992
碧罗豹子花 *N. biluoensis* (多斑豹子花 *N. meleagrina*)	丽江		i (1), i (2)	0	0	iv (8)	0	王丽等, 1993
开瓣豹子花 *N. aperta*	格咱		0	0	0	0	0	本研究
	小中甸		i (1)	0	0	* ii (5), * iv (8)	0	本研究
	吉沙		i (1)	0	0	ii (6), iv (8)	0	本研究
	中和寺		i (1)	0	* ii (7)		0	本研究
	天生桥		i (1)	0	0	ii (6), iv (9)	0	本研究
	碧塔海		i (1)	0	0	ii (6), iv (9)	0	本研究
	贡山		i (1)	* iii (1)	0	v (9)	0	谢晓阳等, 1992
滇蜀豹子花 *N. forrestii* (开瓣豹子花 *N. aperta*)	中甸	细胞型 A	i (1)	0	0	ii (7), iv (9)	iii (8)	虞泓和黄瑞复, 1994b
		细胞型 B	i (1)	0	0	ii (7)	iii (8), * i (3)	

Continued

次缢痕类型 Type			Ⅰ	Ⅱ	Ⅲ	Ⅳ	Ⅴ	数据来源 Sourse
云南豹子花 *N. saluenensis*	贡山		* i (1)	0	0	ii (4), iv (9)	0	本研究
	云龙		i (1)	0	iii (10)	iv (9)	0	王丽等, 1993
尖被百合 *L. lophophorum*	红山垭口		* iv (1)	0	0	0	0	本研究
	达马拉山		* iv (1), * iii (1)	0	0	iv (8)	0	本研究
	类乌齐		iv (1), iii (2)	0	0	iii (7)	* i (3)	本研究
	大雪山垭口		* iii (1)	0	0	iii (11), * i (8), * i (12)	* i (4)	本研究
	稻城		0	ii (1)	0	* i, iv, * v	0	高云东等, 2009
	卧龙		0	0	0	0	0	周颂东, 2008
	康定		0	0	0	i (7), iii (9)	i (11)	周颂东, 2008
紫花百合 *L. souliei*	格咱		0	0	0	0	0	本研究
	贡山		i (1)	0	0	0	0	谢晓阳等, 1992
墨江百合 *L. henrici*	贡山		i (1)	0	0	iii (10)	0	本研究
	丽江		i (1)	0	0	iii (10)	0	王丽等, 1993
滇百合（原变种）*L. bakerianum* var. *bakerianum*	哈巴雪山		i (1)	0	0	iv (11)	* iii (10)	本研究
	水洛乡		i (1), i (2)	0	0	0	0	本研究
	大理		i (1)	0	i (3)	0	0	王丽等, 1993
黄绿花滇百合 *L. bakerianum* var. *delavayi*	丽江		i (1)	0	0	0	* iii (10)	周颂东, 2008
文山百合 *L. wenshanense*	江油		0	0	ii (3)	iii (11), iv (9)	0	本研究
匍茎百合 *L. lankongense*	贡山		0	0	0	iv (10)	0	本研究
	香格里拉		0	0	i (3)	i (6), i (9)	0	周颂东, 2008
乡城百合 *L. xanthellum*	热打乡		* i (1)	0	0	* iv (4), * iv (9), iv (11), * i (7), * i (8), * i (9)	0	本研究
	青麦乡		0	0	0	0	0	本研究
	东旺		0	0	0	* iv (3), iv (7)	0	本研究
	尼西	细胞型 A	0	0	0	0	0	本研究
		细胞型 B	0	0	0	0	0	

注：“( )”内数字表示次缢痕出现在第几对同源染色体上，“*”表示同源染色体对中只一条具次缢痕

Note: Figures in “( )” denote that which pairs of homologous chromosomes secondary constriction exists on, “*” indicates that only one of homologous chromosomes pair is possessed of secondary constriction

附表 2　豹子花属的细胞学资料

Appendix 2　The Cytological data of *Nomocharis*

种名 Species	产地 Locality	核型公式 Karyotype formula	核型类别 Type	次缢痕类型 The patterns of secondary constrictions	次缢痕数量 The numbers of secondary constrictions	资料来源 Source
滇西豹子花	泸水	2*n*=2*x*=24=4m (2SAT)+6st (2SAT)+14t (1SAT)	3B	Ⅰ-i、Ⅳ-iv、Ⅴ-i	5	本研究
N. farreri	泸水	2*n*=2*x*=24=2m (2SAT)+2sm+8st+12t		Ⅰ-i	2	谢晓阳等, 1992
	福贡	2*n*=2*x*-1=23=3m+2sm (2SAT)+10st+8t+1B	3B	Ⅰ-i	2	本研究
	大理	2*n*=2*x*=24=4m (2SAT)+12st (5SAT)+8t (1SAT)	3A	Ⅰ-i、Ⅲ-iii、Ⅳ-iii、Ⅳ-iv、Ⅴ-iii	8	王丽等, 1993
	贡山	2*n*=2*x*=24=2m (1SAT)+2sm (1SAT)+6st (2SAT)+14t		Ⅰ-i、Ⅳ-iv	4	谢晓阳等, 1992
	贡山	2*n*=2*x*=24=2m (2SAT)+2sm (2SAT)+6st (2SAT)+14t		Ⅰ-i、Ⅱ-iii、Ⅳ-iii	6	谢晓阳等, 1992
豹子花		2*n*=2*x*=24=2m (2SAT)+2sm+10st(4SAT)+10t		Ⅰ-i、Ⅲ-i、Ⅲ-ii、Ⅳ-iv	6	
N. pardanthina		2*n*=2*x*=24=4m+12st (5SAT)+8t		Ⅲ-i、Ⅲ-ii、Ⅳ-iv	5	
		2*n*=2*x*=24=3m+sm+10st (4SAT)+10t		Ⅲ-i、Ⅳ-iv	4	
	大理	2*n*=2*x*=24=4m+2st (2SAT)+5st+1t (1SAT)+12t		Ⅳ-iv、Ⅴ-iv	3	虞泓等, 1996b
		2*n*=2*x*=24=4m (2SAT)+12st (2SAT)+8t		Ⅰ-i、Ⅳ-iv	4	
		2*n*=2*x*=24=3m (2SAT)+1sm+10st (4SAT)+10t		Ⅰ-i、Ⅲ-i、Ⅳ-iv	6	
		2*n*=2*x*=24=4m (2SAT)+10st+10t		Ⅰ-i	2	
美丽豹子花	福贡	2*n*=3*x*=36=3m (3SAT)+3sm+12st (2SAT)+18t	3A	Ⅰ-i、Ⅳ-iv	6	本研究
N. basilissa	贡山	2*n*=2*x*=24=2m (2SAT)+2sm+8st (1SAT)+12t		Ⅰ-i、Ⅳ-iv	3	谢晓阳等, 1992
多斑豹子花	大理	2*n*=2*x*=24=2m (2SAT)+2sm+8st (1SAT)+12t	3B	Ⅰ-i、Ⅳ-iv	3	本研究
N. meleagrina	贡山	2*n*=2*x*=24=2m (2SAT)+2sm (2SAT)+12st (2SAT)+8t	3A	Ⅰ-i、Ⅰ-iii、Ⅴ-ii	6	谢晓阳等, 1992
	丽江	2*n*=2*x*=24=2m (2SAT)+2sm (2SAT)+8st+12t (2SAT)		Ⅰ-i、Ⅳ-iv	6	王丽等, 1993
开瓣豹子花	格咱	2*n*=2*x*=24=2m+2sm+ 8st+12t	3B	0	0	本研究
N. aperta	小中甸	2*n*=2*x*=24=2m (2SAT)+2sm+10st (2SAT)+10t	3B	Ⅰ-i、Ⅳ-ii、Ⅳ-iv	4	本研究
	吉沙	2*n*=2*x*=24=2m (2SAT)+2sm+8st (4SAT)+12t	3B	Ⅰ-i、Ⅳ-ii、Ⅳ-iv	6	本研究
	中和寺	2*n*=2*x*=24=4m (2SAT)+10st (1SAT)+10t	3A	Ⅰ-i、Ⅲ-ii	3	本研究
	天生桥	2*n*=2*x*=24=2m (2SAT)+2sm+8st (2SAT)+12t	3B	Ⅰ-i、Ⅳ-ii、Ⅳ-iv	6	本研究
	碧塔海	2*n*=2*x*=24=2m (2SAT)+2sm+6st (4SAT)+14t	3B	Ⅰ-i、Ⅳ-ii、Ⅳ-iv	6	本研究
	贡山	2*n*=2*x*=24=4m (3SAT)+10st (2SAT)+10t		Ⅰ-i、Ⅱ-iii、Ⅳ-v	5	谢晓阳等, 1992
	中甸	2*n*=2*x*=24=2m (2SAT)+2sm+8st (4SAT)+12t (2SAT)	3B	Ⅰ-i、Ⅳ-ii、Ⅳ-iv、Ⅴ-iii	8	虞泓和黄瑞复, 1994b
	中甸	2*n*=2*x*=24=2m (2SAT)+2sm+8st (2SAT)+12t (3SAT)+0-1B	3B	Ⅰ-i、Ⅳ-ii、Ⅴ-i、Ⅴ-iii	7	虞泓和黄瑞复, 1994b
云南豹子花	贡山	2*n*=2*x*=24=2m (1SAT)+2sm+12st (4SAT)+8t	3B	Ⅰ-i、Ⅳ-ii、Ⅳ-iv	5	本研究
N. saluenensis	云龙	2*n*=2*x*=24=4m (2SAT)+10st (4SAT)+10t	3B	Ⅰ-i、Ⅲ-iii、Ⅳ-v	6	王丽等, 1993